ASPECTS ECOLOGIQUES DE LA SYMBIOSE MYCORHIZIENNE

Daniel MOUSAIN,

Laboratoire de Recherches sur les Symbiotes des Racines
INRA-ENSA, 9, place Viala, 34060 Montpellier Cedex

III. — MYCORHIZES ET PROTECTION PHYTOSANITAIRE

INTRODUCTION

Dans deux notes précédentes, nous avons traité de la systématique et de l'organisation des complexes mycorhiziens (MOUSAIN, 1983), puis du rôle des mycorhizes dans la nutrition minérale des plantes (MOUSAIN, 1984). L'effet positif des mycorhizes ne se limite cependant pas au domaine de la nutrition : l'aptitude des mycorhizes à protéger les plantes contre certains parasites et prédateurs est encore très controversée mais elle suscite un intérêt croissant de la part des phytopathologistes et des agronomes du fait de l'impact de certaines maladies sur le rendement des cultures. Les premiers résultats, acquis par de trop rares chercheurs, montrent qu'il existe une interaction entre la mycorhization et divers organismes pathogènes des plantes (champignons, nématodes, virus), mais de nombreux travaux seront nécessaires avant d'envisager l'utilisation de la symbiose mycorhizienne dans les stratégies de lutte contre certaines maladies.

1. EXEMPLES D'EFFETS DE MYCORHIZES SUR DES ORGANISMES PATHOGENES

Le plus souvent, la mycorhization conduit à une diminution des dégâts dus à l'organisme pathogène. Dans quelques cas, elle aboutit toutefois à une aggravation des symptômes maladifs. Le tableau 1 présente quelques résultats acquis récemment.

1.1. Mycorhizes et maladies racinaires

Phytophthora cinnamomi est un champignon pathogène qui produit des maladies de dépérissement chez de nombreuses espèces : *Chamaecyparis* spp., *Pinus* spp., *Castanea sativa*, etc. La protection du *C. lawsoniana* ne s'exerce que si la mycorhization est bien établie (figure, d'après BARTSCHI *et al.*, 1981). Elle se limite à un simple délai dans l'apparition des symtômes et la mort des plantes quand la mycorhization n'est réalisée qu'avec une seule souche de *Glomus mossae* (figure, c). Par contre, cette protection est durable quand la mycorhization est due à une population naturelle incluant plusieurs espèces d'Endogonacées (figure, a). Dans ce cas, la protection résulterait soit d'une mycorhization plus intense, assurée par plusieurs espèces, soit d'une plus grande efficacité de certaines espèces de la population naturelle. Certaines espèces ectomycorhiziennes associées à *Pinus taeda* offrent une excellente protection contre *P. cinnamomi* (tableau 2, d'après MARX, 1969) : les racines mycorhizées par *Laccaria laccata, Leucopaxillus cerealis* var. *piceina* et *Suillus luteus* ne sont pas infectées par le parasite. Le *Pisolithus tinctorius,* qui ne forme qu'un manteau mycélien incomplet autour des racines, ne protège que 81 % des mycorhizes. Toutes les pointes racinaires latérales et les racines courtes voisines des mycorhizes sont infectées. Deux espèces, *L. cerealis et S. luteus,* sont capables d'assurer une protection à distance :

Tableau 1 - Exemples d'interaction entre plantes mycorhizées et maladies (d'après BONDOUX et PERRIN, 1982)

Atténuation des effets maladifs	Aggravation des effets maladifs
CHAMPIGNONS PATHOGÈNES	
Phytophthora cinnamomi/Pinus spp./Leucopaxillus cerealis var. piceina, Pisolithus tinctorius, Laccaria laccata.	Phytophthora megasperma/Glycine max/Glomus sp.
Phytophthora cinnamomi/Citrus spp./Glomus fasciculatus.	Verticillium dahliae/Gossypium hirsutum/Glomus fasciculatus.
Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici/Lycopersicon esculentum/Glomus mossae.	Colletotrichum lindemuthianum/Phaseolus vulgaris [Endogonacées].
Pyrenochaeta terrestris/Allium cepa/Glomus mossae, Gigaspora marginata.	
Thielaviopsis basicola/Gossypium sp./Glomus mossae.	
VIRUS	
	T.M.V./Lycopersicon esculentum, Nicotiana tabacum/Glomus mossae.
	Potato virus X/Lycopersicon esculentum/Glomus sp.
NÉMATODES	
Meloidogyne hapla/Daucus carota/Glomus mossae.	Meloidogyne arenaria/Vitis vinifera/ [Endogonacées].
Meloidogyne incognita/Glycine max/Glomus macrocarpus.	
Rotylenchulus reniformis/Phaseolus vulgaris, Lycopersicon esculentum, Cucumis sativus,.../Glomus macrocarpus.	

Figure - Développement des pourritures racinaires à Phytophthora cinnamomi chez Chamaecyparis lawsoniana mycorhizé (■) et non mycorhizé (□) (d'après BARTSCHI et al., 1981).
Les plants sont inoculés - soit avec une population mixte de champignons endomycorhizogènes :

(A) 6 mois avant, ou

(B) en même temps que l'infestation avec P. cinnamomi.

- soit avec Glomus mossae :

(C) 8 mois avant, ou

(D) 2 mois avant de recevoir l'inoculum de P. cinnamomi.

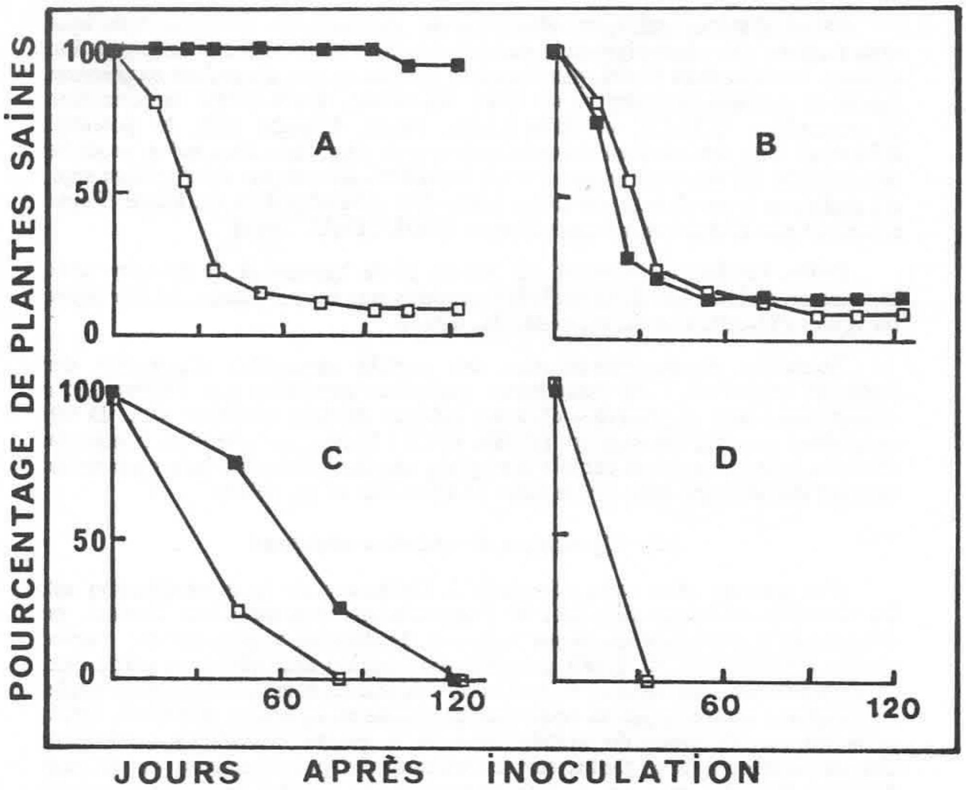

Tableau 2 - Influence de la mycorhization sur l'infection par *Phytophthora cinnamomi* chez *Pinus taeda* (d'après MARX, 1969)

Champignon ectomycorhizogène	*Laccaria laccata*			*Leucopaxillus cerealis* var. *piceina*			*Pisolithus tinctorius*			*Suillus luteus*			Témoin non mycorhizé		
Organe	M	RCA	PRL	M	RCA	PRL	M	RCA	PRL	M	RCA	PRL	M	RCA	PRL
Nombre d'organes inoculés	7	29	8	27	32	6	42	13	6	9	34	6	-	23	8
Pourcentage d'infection	0	100	100	0	25	100	19	100	100	0	77	100	-	100	100

M : mycorhizes ; RCA : racines courtes adjacentes ; PRL : pointe racinaire latérale.

en effet, respectivement 75 % et 23 % des racines courtes adjacentes aux mycorhizes sont indemnes d'infection (tableau 2).

Parmi d'autres exemples d'atténuation de maladies d'origine tellurique sous l'action des champignons ectomycorhiziens, nous citerons la protection efficace exercée dans le sol, par *Laccaria laccata* contre *Fusarium oxysporum* (agent de nécrose racinaire et de fonte des semis), avant même la formation de mycorhize (STACK et SINCLAIR, 1975). D'autre part, le potentiel infectieux d'un sol ou d'un substrat (mesure de l'aptitude d'un sol à produire une maladie sur une population d'hôtes sensibles), infesté par des *Pythium* spp., est maintenu à un niveau très faible grâce à la mycorhization du Hêtre *(Fagus silvatica)* par *Hebeloma crustuliniforme* (NOUVEAU, 1984).

Enfin, l'endomycorhization du Tabac, de la Tomate et de l'Avoine avec *G. mossae* atténue les effets maladifs produits par un nématode, *Meloidogyne incognita* (SIKORA et SCHONBECK, 1975).

Toutefois, l'endomycorhization est parfois susceptible d'aggraver des maladies racinaires : les pourritures racinaires produites par *Phytophthora megasperma* sont augmentées chez un cultivar de Soja (*Glycine max*, D 60) mycorhizé avec un *Glomus* sp. (ROSS, 1972) ; l'action néfaste d'un nématode, *Meloidogyne arenaria* est parfois plus grave sur des plants de vigne mycorhizés que sur des témoins sans mycorhizes (ATILANO *et al.*, 1976).

1.2. Mycorhizes et maladies aériennes

Des travaux plus rares consacrés à l'influence de la mycorhization sur les maladies aériennes font état de l'aggravation de rouilles sur Haricot, de pourritures à *Botrytis cinerea* sur Laitue et de diverses viroses sur des plantes variées (SCHONBECK, 1980). L'endomycorhization accroîtrait, en particulier, la multiplication des virus et la sensibilité des plantes à la contamination virale. La symbiose n'affecte pas la résistance génétique de la plante (DEHNE, 1982) mais les modifications du métabolisme de la plante mycorhizée peut avoir des conséquences importantes sur ses mécanismes physiologiques de défense. L'aggravation des maladies à virus pourrait donc résulter de l'intense activité métabolique, en particulier concernant le phosphore, au niveau des arbuscules des racines mycorhizées (SCHONBECK et DEHNE, 1979).

1.3. Discussion

Les exemples précédents indiquent que des symbiotes efficaces peuvent être trouvés contre de nombreux agents pathogènes telluriques dont le site d'infection sur les racines de la plante coïncide avec celui des espèces mycorhiziennes. Plusiuers parasites fongiques dommageables aux essences forestières sont dans ce cas.

Il est possible d'attendre de la mycorhization, non une éradication totale des maladies, mais leur atténuation substantielle et la réduction de la gravité des dommages. L'effet des mycorhizes est surtout positif au double plan de la pérennité et de la plasticité écologique.

En forêt et en pépinière, l'absence de mycorhize est l'exception ou caractérise des systèmes culturaux très spécialisés : c'est donc la variabilité du cortège mycorhizien qui déterminera le comportement de la plante par rapport aux maladies d'origine tellurique (NOUVEAU et PERRIN, 1984).

Le potentiel de protection s'exercera donc sous la dépendance de la nature de la plante, de l'associé fongique, de l'agent pathogène mais aussi des conditions de l'environnement édaphique.

2. FACTEURS DE L'EXPRESSION DE L'EFFET PROTECTEUR DES MYCORHIZES CONTRE LES AGENTS PATHOGENES

2.1. Influence de la nature de l'hôte et spécificité de l'aptitude prophylactique

L'endomycorhization du Soja par une même espèce mycorhizogène (*Glomus* sp.) conduit à des résultats opposés selon le cultivar utilisé : aggravation des pourritures à *P. megasperma* (cv D 60) ou amélioration du rendement (cv Lee)) (ROSS, 1972). Des résultats comparables sont obtenus avec des feuillus ectomycorhizés par *Hebeloma crustuliniforme :* associé au Hêtre, ce champignon provoque une diminution du potentiel infectieux d'un sol infesté par des *Pythium* spp., alors qu'avec le Chêne, le potentiel infectieux n'est pas modifié. De plus, des souches de la même espèce fongique ont des effets différents (PERRIN et GARBAYE, 1982). La protection contre certaines maladies dépend donc de l'interaction entre le génome de la plante et celui du champignon.

Des études effectuées *in vitro* mettent en évidence la spécificité de l'effet protecteur (MARX, 1969) mais l'extrapolation *in vivo* de ces résultats est très hasardeuse. Ainsi, l'inoculation de sols infestés par des *Pythium* spp. avec du mycélium de champignons ectomycorhiziens *(Hebeloma crustuliniforme, H. cylindrosporum* ou *Paxillus involutus)* peut entraîner une forte baisse du potentiel infectieux, de ces sols, alors qu'*in vitro* ces espèces n'inhibent pas la croissance du champignon parasite. A l'inverse, *Cenococcum graniforme* ralentit très fortement les *Pythium* spp. *in vitro* mais ne modifie pas le potentiel infectieux d'un sol infesté par ces parasites (NOUVEAU, 1984).

2.2. Dépendance de l'aptitude prophylactique vis-à-vis de l'environnement édaphique

L'effet de la mycorhization contre les pourritures de racines provoquées par *Phytophthora parasitica* chez *Citrus sinensis* est positif quand la quantité de phosphore apportée au sol est faible (6 µgP/g sol) ; cette action est annulée quand le substrat est riche en P (tableau 3, d'après DAVIS et MENGE, 1980).

Tableau 3 - Influence de l'apport de phosphore sur les relations entre Phytophthora parasitica et Citrus sinensis mycorhizé par Glomus fasciculatus (d'après DAVIS et MENGE, 1980).

Traitement	Non infecté		*P. parasitica*		*G. fasciculatus*		*P. parasitica* + *G. fasciculatus*	
Quantité de P apportée (µg P/g sol)	6	56	6	56	6	56	6	56
MS parties aériennes (g)	0,74	1,99	0,36	1,14	3,50	4,40	0,84	1,17
MS racines (g)	0,37	0,61	0,14	0,47	1,04	1,37	0,39	0,49
Pourcentage racines saines/ totalité des racines (%)	100	100	33	74	100	100	50	72

MS : matière sèche.

D'autres exemples indiquent que l'influence de la mycorhization, qui dépend du taux de P du sol, s'exerce de manière différente selon la maladie ou la plante.

Le potentiel prophylactique des mycorhizes s'exprimera plus ou moins complétement suivant l'environnement de la mycorhize : il est donc indispensable de connaître non seulement les exigences écologiques des espèces mycorhizogènes qu'on désire utiliser, mais aussi les circonstances favorisant l'expression de leur aptitude prophylactique. Il conviendra de lever cet obstacle pour utiliser les mycorhizes dans la lutte intégrée contre les agents pathogènes.

3. MECANISMES D'ACTION DES CHAMPIGNONS MYCORHIZIENS ET DES MYCORHIZES

Les mécanismes mis en jeu par les champignons mycorhiziens pour la protection des plantes ont été répertoriés par ZAK (1964) puis MARX (1972) :

3.1. Systèmes de défense intervenant « à distance »

Pour atteindre la racine, un agent pathogène doit :

— évoluer dans un contexte physico-chimique transformé par l'activité de la mycorhize (prélèvements nutritifs, alimentation en eau, minéralisation, « filtration » des exsudats racinaires, sous-produit du métabolisme des partenaires ou de l'activité du champignon mycorhizogène ; RAMBELLI, 1973) ;

— entrer en compétition avec une microflore et une microfaune « contrôlées » par la mycorhize et adaptées à l'« ambiance mycorhizosphérique ». Ainsi, d'importantes modifications quantitatives et qualitatives de la microflore associée aux racines du Bouleau jaune *(Betula alleghaniensis)* sont déterminées par la mycorhization : augmentation sensible du nombre de bactéries et d'actinomycètes ; légère réduction du nombre de champignons ; prédominance des *Pythium* spp., *Fusarium* spp. et *Cylindrocarpon* spp. sur les racines non mycorhizées ; absence des deux premiers genres et abondance des *Penicillium* spp., *Paecilomyces, Phialocephala, ...* sur les racines mycorhizées (KATZNELSON *et al.*, 1962). Une conséquence de cette situation est l'exclusion de tout agent pathogène des racines mycorhizées du Bouleau jaune ;

— subir l'effet de substances antibiotiques ou antifongiques élaborées par le champignon mycorhizogène, et libérées dans le sol. De nombreuses espèces mycorhiziennes sont capables de produire de telles substances *in vitro* (MARX, 1969), mais de rares travaux ont démontré ce phénomène *in situ :* il est toutefois établi que *Leucopaxillus cerealis* var. *piceina* produit deux antibiotiques (diatrétyne nitrile et diatrétyne 3) au niveau des mycorhizes et de la rhizosphère (MARX et DAVEY, 1969). Ces substances assurent la protection de racines directement adjacentes aux racines mycorhizées (tableau 2).

3.2. Mécanismes intervenant au niveau de la racine

Au niveau de la racine, l'agent pathogène :

— rencontre l'obstacle créé par le manteau des ectomycorhizes qui représente une barrière mécanique difficile à franchir pour certains pathogènes. Ainsi, les mycorhizes formées par *L. laccata* sur *Pinus taeda,* et qui constituent un manteau complet et un réseau de Hartig très dense, assurent une protection totale à l'encontre de *P. cinnamomi* ; au contraire, les mycorhizes de deux autres espèces *(S. luteus* et *P. tinctorius)* dont le manteau et le réseau de Hartig sont incomplètement développés, ne protègent que partiellement les racines contre le parasite (tableau 4 ; d'après MARX, 1969) ;

— est inhibé par des substances produites par l'hôte à la suite de l'infection mycorhizienne. D'après KRUPA *et al.* (1973), la concentration de substances appartenant aux terpènes est multipliée par 30 à 40 lorsque les racines de *Pinus echinata* sont ectomycorhizées respectivement avec *P. tinctorius* et *C. graniforme.* Or, ces substances agissent sous forme de

Tableau 4 - Influence du degré de développement du mycélium de mycorhizes de Pinus taeda sur leur infection par Phytophthora cinnamomi (d'après MARX, 1969).

Espèces mycorhiziennes	Laccaria laccata (1)	Pisolithus tinctorius (2)	Suillus luteus (2)
Nombre de mycorhizes inoculées	8	29	12
Pourcentage de mycorhizes infectées	0	21	17

Mycélium (manteau et réseau de Hartig) completement (1) ou incompletement (2) développés.

vapeurs en réduisant la croissance végétative de nombreux champignons pathogènes. D'autre part, l'endomycorhization du Soja exalte la synthèse d'une phytoalexine (la glycéolline I) et de deux isoflavonoïdes très proches (le coumestrol et la daidzéine) (MORANDI *et al.*, 1984) : la concentration de coumestrol dans les racines mycorhizées (25 mg/g de racine) dépasse les concentrations qui, *in vitro*, inhibent la mobilité d'un nématode phytophage (*Pratylenchus* sp.). Cette première observation de l'« élicitation » endomycorhizienne d'une phytoalexine et de composés phénoliques très proches suggère d'approfondir les connaissances dans ce domaine pour évaluer plus précisément l'implication de la mycorhization dans la résistance des plantes aux maladies.

CONCLUSION

Des mycorhizes possèdent la capacité de protéger les plantes contre certains agents pathogènes d'origine tellurique. Cette protection résulte des divers mécanismes que nous avons évoqués. Toutefois, l'existence et l'efficacité de ces différents processus varient selon la plante, le champignon mycorhizogène, l'agent pathogène, le sol, les conditions nutritionnelles, ...

Des recherches approfondies sont nécessaires pour étudier les facteurs qui modulent le fonctionnement des mécanismes de résistance. Ainsi pourrait être opérée une sélection raisonnée parmi les populations naturelles de champignons mycorhiziens, non seulement pour l'amélioration de la production, mais également pour la protection contre les pathogènes. Dans des systèmes culturaux spécialisés (fertilité élevée, pépinières, cultures hors sol, ...), cette protection sera même l'unique intérêt de la mycorhization contrôlée. Il conviendra donc d'être attentif aux conséquences parfois néfastes pour la mycorhization des diverses pressions exercées par l'homme sur l'environnement.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ATILANO (R.A.), RICH (J.R.), FERRIS (M.) et MENGE (J.A.), 1976. - *J. Nematol.*, vol. 8, p. 278.

BARTSCHI (H.), GIANINAZZI-PEARSON (V.) et VEGH (I.), 1981. - *Phytopath. Z.*, vol. 102, pp. 213-218.

DAVIS (R.M.) et MENGE (J.A.), 1980. - *Phytopathology*, vol. 70, pp. 447-452.

DEHNE (H.W.), 1982. - *Phptopathology*, vol. 72, pp. 1115-1119.

KATZNELSON (A.), ROUATT (B.N.) et PETERSON (F.A.), 1962. - *Can. J. Bot.*, vol. 40, pp. 377-382.

KRUPA (S.), ANDERSSON (J.) et MARX (D.H.), 1973. - *Eur. J. For. Path.*, vol. 3, pp. 194-200.

MARX (D.H.), 1969. - *In Proceedings of the 1st NACOM*, n° 1189, *USDA Forest Service*, pp. 81-96.

MARX (D.H.), 1972. - *Ann. Rev. Phytopath.*, vol. 10, pp. 429-454.

MARX (D.H.) et DAVEY (C.B.), 1969. - *Phytopathology*, vol. 59, pp. 549-558.

MORANDI (D.), BAILEY (J.A.) et GIANINAZZI-PEARSON (V.), 1984. - *Physiological Plant Pathology* (sous presse).

MOUSAIN (D.), 1983. - *Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelle de l'Hérault,* vol. 123, pp. 41-48.

MOUSAIN ,D.), 1984. - *Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelles de l'Hérault,* vol. 124, pp. 20-31.

NOUVEAU (M.), 1984. - *Mémoire fin d'études ENITEF,* Dijon.

NOUVEAU (M.) et PERRIN (R.), 1984. - *In Hortiforum 84 « La Mycorhization »*, 03-04, pp. 1-30.

PERRIN (R.) et GARBAYE (J.), 1982. - *Plant and Soil,* vol. 71, pp. 345-351.

RAMBELLI (A.), 1973. - *I Ectomycorrhizae.* G.C. Marks and T.T. Kozlowski editors. Academic Press, New-York, pp. 299-349.

ROSS (J.P.), 1972. - *Phytopathology,* vol. 62, pp. 896-897.

SCHONBECK (F.), 1980. - *In Endomycorrhizas : ecology, function and phytopathological aspects. Forum of Microbiology,* vol. 3, pp. 90-96.

SCHONBECK (F.) et DEHNE (H.W.), 1979. - *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz,* vol. 86,pp. 103-112.

SIKORA (R.A.) et SCHONBECK (F.), 1975. - *8th Int. Congr. Plant Protect. J.,* vol. 5, pp. 158-166.

STACK (R.W.) et SINCLAIR (W.A.), 1975. - *Phytopathology,* vol. 65, pp. 468-472.

ZAK (B.), 1964. - *Ann. Rev. Phytopath.,* vol. 2, p. 377.